第23卷 第2期 昆虫学报 Vol. 23, No. 2
1980年5月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA May, 1980

草甸昆虫群落及其空间与时间结构*

吴 亚 金翠霞**
（中国科学院西北高原生物研究所）

自然生态系统包含若干生物群落，它们既是历史和进化的产物，又是现实世界空间和时间的函数。很早以前，我国劳动人民就已懂得利用生物群落之间的空间和时间关系来提高产量和避免虫害；目前国内外大力开展的生物防治，其实质也是应用种群之间的食物链索关系以达到调节数量平衡的目的；因此，群落与生态系统的研究，既具有深远的理论意义，又具有巨大的实践价值。

本项工作于青海省门源种马场进行，海拔3200米，处于林线之上，年平均温度低于0℃，年降雨量500多毫米，属于半润湿草甸类型。

野外调查依不同生境进行，生境的划分主要根据植被类型。除对某些特定种群作重点观察记载外，大面积取样以随机网捕为主，在一些特定生境和特定时间，为了比较群落的空间和时间变化，每次以300网为准。

（一）草甸昆虫类群及其一般特征

据初步统计，昆虫9个目（蚤目、革翅目和毛翅目未计在内），蛛形纲3个目（表1），在

表1 昆虫纲和蛛形纲的科、属种及个体数百分比*

目	科		属种		个体%
	数	%	数	%	
双翅目	51	41.13	203	54.28	79.39
半翅目	11	8.87	36	9.63	8.75
鳞翅目	13	10.48	28	7.49	3.84
膜翅目	14	11.29	40	10.70	2.73
鞘翅目	17	13.71	38	10.16	2.71
直翅目	2	1.61	10	2.67	1.61
脉翅目	1	0.81	1	0.27	
缨翅目	1	0.81	1	0.27	
弹尾目	1	0.81	1	0.27	
真蛛目	10	8.06	13	3.48	0.97
盲蛛目	1	0.81	1	0.27	
蜱螨目	2	1.61	2	0.53	
合计	124		374		

* 其中许多只鉴定到科，有些只鉴定到目，故实际属种数应远远超过本表所列数目。

本文于1978年10月收到。
* 承中国科学院动物研究所、上海昆虫研究所、天津南开大学生物系、吉林医科大学生物教研组、浙江农大植保系和安徽农学院植保系鉴定标本。部分植物学资料得到肖运锋、周兴民同志的帮助，照片由皮南林同志摄制，王似华、谢文忠同志帮助制作部分标本，在此一并致谢。
** 作者目前工作单位：江苏省农科院植保所。

昆虫纲和蛛形纲的全部类群中，双翅目占一半以上，而其个体数占总数的比例几达 80%，可见它们是最繁盛的类群。比较湿润的草甸环境，众多的牲畜群和野生动物及其代谢废物，给双翅目提供了充分增殖的机会。这种事实可从几个不同生境得到普遍证明(图 1)。此外，其它一些类群的分布也各有其特色，如白天活动的鳞翅目、蛱蝶、灰蝶和眼蝶大都活动于开黄色小花的金露梅 (*Potentilia fruticosa*) 灌丛带，而粉蝶则以农田为主。双翅目是

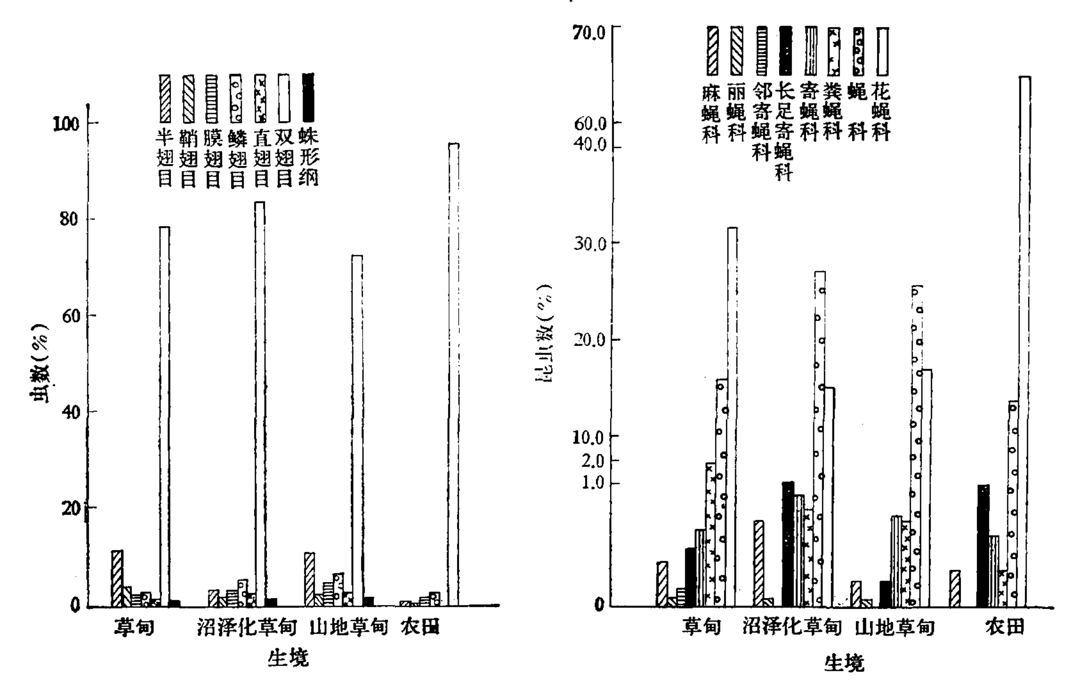


图 1　不同生境各目昆虫和蛛形纲的比例

图 2　不同生境双翅目有瓣类各科的比例

一个非常复杂的混合体，它包含许多在活动、取食等方面截然不同的类群，进一步分析时发现 (图 2)，在农田以花蝇科最突出，青稞、燕麦、油菜等农作物和比较肥沃的土壤，是该科许多种类幼虫取食和孳生的良好场所。蝇科的分布在沼泽化草甸和山地草甸略多，但总的看来是一些较广布的种类。寄蝇科和长足寄蝇科主要以鳞翅目幼虫地老虎等为寄主，活动力强，所以虽然大体上不超过 1%，但它们是食物网中较高一级的成员，在群落动态中不可忽视。

半翅目的分布情况也值得进一步分析，在所涉及的 10 个科中 (图 3)，长蝽科在所有草甸类型都有明显优势，尤以山地草甸为甚。该科的优势种类为小长蝽属的高地小长蝽 (*Nysius ericae obscuratus*) 和高山小长蝽 (*Nysius ericae alticola*)，据记载，前者在海拔 2000 多米即有分布，后者则一般分布于 3000 米以上，并常与前者的一个亚种混生，主要取食禾本科、菊科等植物，它们的丰富反映了高原的生态特征。叶蝉科在草甸仅次于长蝽科，虽然也刺吸植物汁液，但它们常常是蜘蛛、蚂蚁等天敌的猎物。盲蝽科也是各类草甸中较多的类群，它们大部分是植食性，如牧草盲蝽 (*Lygus pratensis*) 和叶盲蝽亚科的 *Chlamydatus* sp. 和 *Plagionathus* sp. 等。此外，半翅目也拥有较多的捕食性种类，如猎蝽科、姬蝽科、跳

蝽科和食蚜盲蝽亚科，它们是蚜虫、叶蝉和许多鳞翅目幼虫的天敌，可作为生物防除的天敌资源加以利用。膜翅目在人类经济利益中占有重要地位，在这里所涉及到的 14 科 40 个属、种中，采食花粉、花蜜的蜜蜂总科占 43.59%，寄生性的姬蜂、茧蜂、金小蜂等占 38.46%，其它蜂类占 10.26%，其中有取食植物的叶蜂类，此外蚂蚁占 7.69%，近年来有些地方也把它们用作捕食性天敌。所以，总的来看，它们大都是对人有益的，例如，意蜂（*Apis mellifera*）是我国放养的主要蜂种，其它野生独栖性蜜蜂如地蜂（*Andrena* sp.）、隧蜂（*Halictus* sp.）、分舌蜂（*Colletes* sp.）等也都在不同程度上起着传粉作用；各种熊蜂（*Bombus* sp.）的出现期及其采花对象随环境和季节而异，可作为生态学上一种指示性昆虫。至于寄生蜂被人类利用来防治害虫，早已在国内、外广为实行并取得成效。

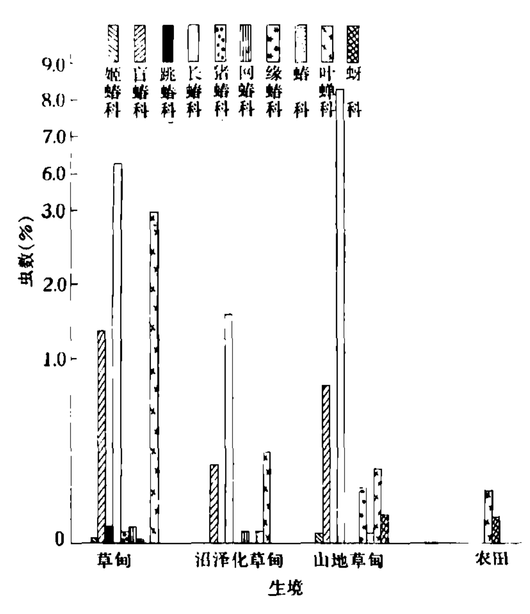


图 3 不同生境半翅目各科的比例

在蛛形纲中，真蛛目和盲蛛目都是捕食性种类，而蜱螨目中厉螨科的血厉螨（*Haemolaelaps* sp.）和寄螨科的异肢螨（*Poecilochirus* sp.）则是外寄生种类，后者常寄生于金龟子、步甲、拟步甲、蝗虫、熊蜂、蝇类、伊蚊等身体腹面的膜质部分，有时多至 20 头以上的寄生螨集结于一头昆虫体躯之上，其寄主之广与活动能力之强令人惊异！

此外，草甸鸟类及某些脊椎动物是许多昆虫和蜘蛛的天敌，其中主要有角百灵（*Eremophia alpestris*）、地鸦（*Podoces* sp.）、戴胜（*Upupa epops*）、云雀（*Alauda* sp.）、朱雀（*Carpodacus* sp.）、红脚鹬（*Tringa totanus*）、岩鸽（*Columba rupestris*）以及哺乳动物的香鼬（*Mustela altaica*），等等。

综上所述，如果从食性的角度去看待草甸昆虫和其它有关动物，就可以分成几个食物类群。据初步统计，除鸟、兽外，其种类比例大致如下：

食植者 47.8%　传粉者 9.1%　捕食者 11.8%

寄生者 10.4%　粪、腐食者 12.3%　杂食者 1.7%

由此可见草甸昆虫中几乎一半是为害植物的，另外的 9% 对植物的生产有益，倘若把在一定程度上也能起传粉作用的某些蝶类、蛾类、蝇类等包括在内，其作用可能还要大些。捕食与寄生者合计达 22%，在动态平衡的群落中起着有效的调节作用。粪、腐食者不断破坏、消除堆积在草甸上的有机废物，其粉碎物成为微生物进一步分解的原料。这种相互依存、相互制约的关系，其真实情形要比这里所陈述的复杂得多。为便于观察分析，可用图 4 表示如下。令人感兴趣的是，若干在分类学系统上不同的属、种却在生态学功能上起着相同或类似的作用，也就是说，在分类学上并无紧密的亲缘关系的类群却在生态学上有着紧密的亲近关系，从保证种族的延续和群落的稳定来看，这二种亲近关系都是非常重要

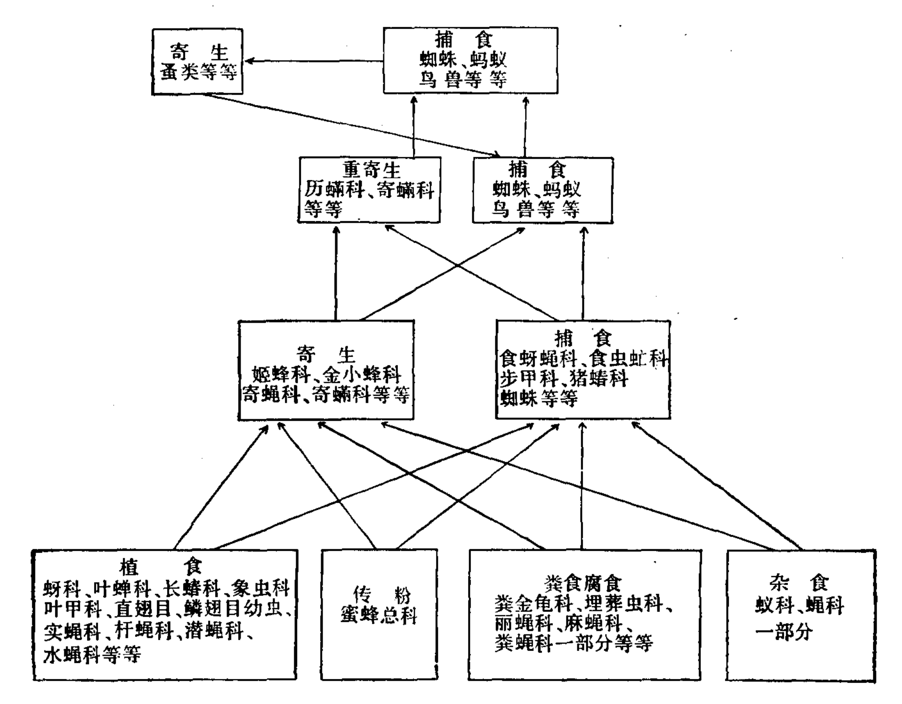


图 4　草甸昆虫食物网结构示意图

的。在以绿色植物为基础的草甸生态系统中，正是存在着这些生态学类群以及它们之间的作用和反作用关系，才形成一个接受和传递的网络系统，即自动调节系统。

（二）群落的垂直结构

上面我们谈到了不同生境昆虫分布的差异，实际上表示了水平结构的不一致。但作为群落特征的不仅有水平分化，而且有垂直分化，它们都基因于环境梯度、种类个性和种类之间的相互关系。

1. 山地昆虫的垂直变化

为了弄清同一时间不同高度昆虫分布的差异，曾于 1976 年 7 月 4 日和 8 月 25 日于同一个山阴坡逐级取样调查。结果表明，7 月 4 日共 74 种，除不同高度的共有种类外，山麓地带有 45 种，而山顶只有 6 种是独有的。8 月 25 日共 55 种，山麓有 11 种是独有的，山顶独有种类 7 种。由图 5 可以看到，这二天的垂直变化是不一样的，其种类数和个体数的变化方向恰好相反。野外气象记录，7 月 4 日平均气温 7.95℃，8 月 25 日为 5.37℃，相对湿度皆为 77%，晴天无大风。因而只

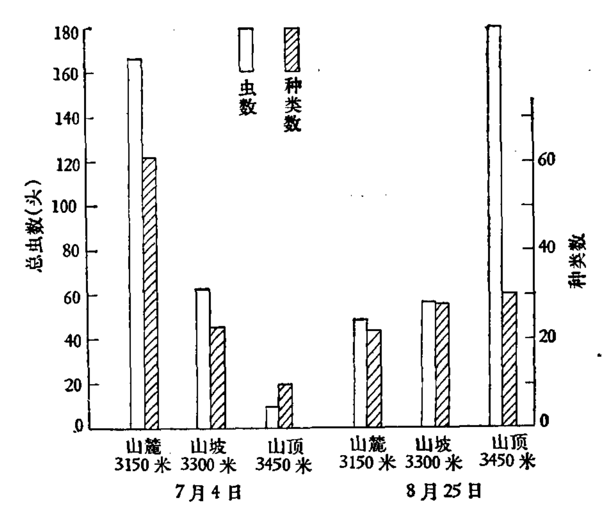


图 5　不同季节不同高度昆虫种类数和总虫数比较

能认为这是由于垂直高度所造成的温度、湿度、植被等环境梯度的变化，及昆虫群落对这些因素和季节变化的一种反应。

表 2 地上与地下昆虫所包含的目和属种比较*

目	属种数	
	地上	地下
双翅目	203	8
半翅目	36	5
鞘翅目	38	42
膜翅目	40	5
鳞翅目	28	3
直翅目	10	
襀翅目	1	
缨翅目	1	
革翅目		1
弹尾目	1	1
合计	358	65

* 其中有些只鉴定到科或目。

2. 地上昆虫与土壤昆虫的差异

垂直变化还反映在同一个草甸生境中地面上、下昆虫分布的不同。据调查，地上昆虫包括 9 个目，地下昆虫包括 7 个目，二者共包括 10 个目（表 2）。地上昆虫未见革翅目，地下昆虫缺少活动的直翅目、襀翅目和缨翅目；地上昆虫双翅目占优势，地下昆虫鞘翅目占优势；前者以成虫为主，后者以幼虫为主。地上、地下相同的属种数共 31，其中鞘翅目 21，占 67% 多，说明鞘翅目昆虫多数为地表昆虫，居间于地上和地下；其幼虫阶段大都为典型的土壤栖居者，较为稳定的土壤环境对于活动力较弱的幼虫生长发育是有利的。

如果按照不同生境看看地上与地下昆虫的差异（表 3），地上的属种数都远远超过地下，但二者皆以草甸最多，较丰富的植被、较大的面积和较为稳定的环境是昆虫属种数较多的重要原因；地下则明显地表示出沼泽化草甸最少，可能因这里土壤过湿、草皮盘结、通气不良所致。

表 3 不同生境地上与地下昆虫属种数比较

生境	属种数	
	地上	地下
草甸	238	42
沼泽化草甸	197	21
山地草甸	190	41

（三）群落的时间结构

以上描述的基本上是群落的空间结构。但群落不仅具有空间结构，而且有时间结构。一年中寒来暑往，一天中日升月降，表示了自然界的年循环与日循环。如同有机体的生理、习性总是与环境节律合拍那样，自然群落也总是与环境节律相适应。这种适应不仅表现在每个种在群落中有着不同于其它种的空间位置，而且有着自己的时间位置。

为了比较昆虫的季节变化和日变化，曾于 7 月 30 日到 9 月 30 日每隔 30 天作一次全天取样调查，每次取样 300 网。三次的气象情况如表4。

表 4 三天部分气象情况记载

日期	天气	早晨最低气温 (℃)	白天最高气温 (℃)	日出时间 (时)	日落时间 (时)	风力
7/30	晴	2.5	21	6:30	20:00	2 米以下/秒，13:30 和 15:30 时风力骤增至 3—4 米/秒，此后小风。
8/29	晴	−3	18.3	7:15	19:40	微风，14 时后间歇风达 2—3 米/秒。
9/30	晴	−5.2	12	7:30	19:00	微风，14 时后阵风 4 米/秒，接着减弱。

调查结果表明，若以几个类群为代表，在气温较高的时期（图 6），小粪蝇科、细角蝇科随气

温上升和湿度下降而活动增多，只是后者表现不十分突出；而蠓科与摇蚊科似呈相反的趋势，这表明它们对环境因素有不同的要求。但所有种类在 13 时半和 15 时半都骤然减少，表明都受风的明显影响。在气温较低的时期（图 7），长足虻科与气温的高峰很吻合，但其开始活动的时间较迟，说明需要较高的温度。这期间早晨已有冰冻，细角蝇与摇蚊的表现与 7 月 30 日不同，尤其是摇蚊，在中午也呈现与细角蝇类似的小高峰。至 9 月底，虽在高

图例：A 摇蚊　B 小粪蝇　C 细角蝇　D 蠓

图 6　七月卅日

图例：A 摇蚊　B 细角蝇　C 长足虻

图 7　八月二十九日

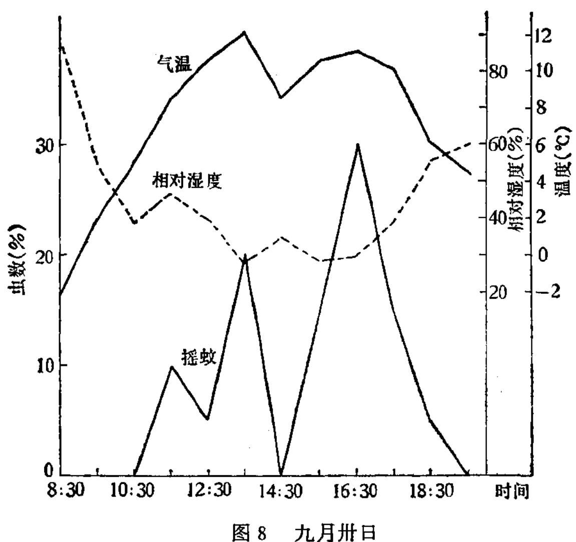


图 8　九月卅日

寒草甸属于枯黄季节，但从气温来看已是我国广大地区的冬季。这时除出现少数大蚊和蝇类外，主要的是摇蚊，其出现时间比前二次推迟（图 8），而且与 7 月 30 日的活动曲线相反，呈现出与温度同步升降的趋势，14 时半受风力影响才有个突然的降落。根据摇蚊在

不同季节的出现及其与温湿度的关系，表明它们具有较广的适应性。

从以上三图可以看出：(1) 每个种群在一天内各有自己的活动节律；(2) 同一个种群在不同季节有不同的活动节律；(3) 温度和相对湿度是支配种群活动的主要环境因素，但每秒 3 米以上的风速起强力抑制作用；(4) 日光是起动昆虫活动的信号。

综上所述，草甸昆虫群落有其空间和时间结构，每个种群在群落中有其空间和时间位置，这是它们与气候、食物等自然因素相互作用和选择、适应的结果。自然界充满着各种竞争力量，正是这种力量导致普遍的生态龛分化，继而导致种群的分化，这种分化有利于群落中种群之间相互补充而不是直接竞争（相对地讲），使之在空间、时间和食物资源的利用上更充分，从而形成多种多样的昆虫类群。

（四）群落的多样性和相似性

群落是生境的天然产物，多维的生境空间形成多维的群落类型，此其一；第二，群落的概念实质上是个动态概念，与外界存在着物质和能量的输出和输入，在内部存在着取食和被取食的食物网络，在时间上存在着演替。演替的属性包括种类多样性增加，结构复杂性增加，有机物增加，以及趋向代谢的稳定性。这种稳定性是相对的，它的物质基础主要是群落的多样性。因此测定多样性是了解群落稳定性的一个尺度。

本文采用来自信息论领域的 Shannon-Wiener 多样性指数公式：

$$H' = -\Sigma P_i \log_e P_i$$

式中 H' = 多样性指数，P_i = 第 i 种的个体比例。根据计算结果绘成图 9。由图可见，农田的多样性远低于草甸的多样性，而以种植年限较长的四牙合农田为最低。在同一地区的农田中，包括其它各种作物的农田比单一的禾本科作物稍高，故单一的农作物地稳定性最低。这进一步验证了荒漠开垦后的农田状况（吴亚、金翠霞，1978）。种类数和各个种类个体数的均匀性是决定多样性指数值的二个因素。沼泽化草甸由于种类数最多（207，指包括蜘蛛的属种数，下同），且较均匀，故多样性最高；灌丛草甸种类数（193）高于山坡草甸（175），但因各种类的个体数分布不如后者均匀，故多样性反而较低；农田各生境种类数最多不超过 51 种，且往往以某几个种占优势，故多样性都低。

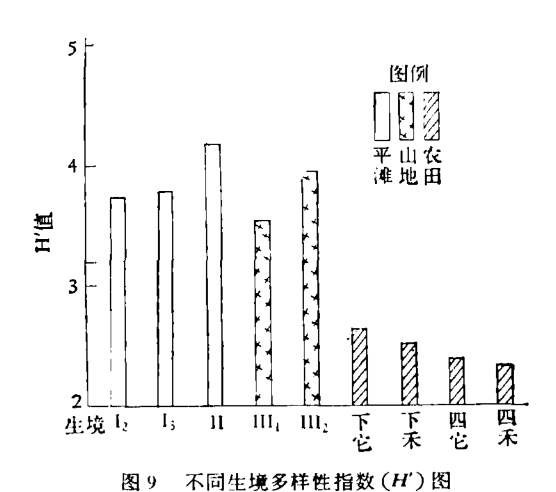


图 9 不同生境多样性指数（H'）图

I_2 灌丛草甸 I_3 草甸 II 沼泽化草甸 III_1 山顶草甸 III_2 山坡草甸 下它 下乌兰其它作物 下禾 下乌兰禾本科作物 四它 四牙合其它作物 四禾 四牙合禾本科作物

多样性与稳定性的关系，其实质是食物网络与稳定性的关系。一般说来，种类数越多，则其食物链索关系越复杂，因而种类之间的相互制约也越紧密，例如，当食植性昆虫大量增殖时，其天敌捕食和寄生生物也会随之增多而作用加强，从而通过负反馈抑制了食植性昆虫，使其不能无控制地发展，只有当某种自然的、生物的或者人为的干预破坏了这种网落系统的制约关系，才会造成某种害虫连年猖獗的事例。因此，维护环境的多样

性，并把它应用到草甸、农田的生产实践中去，是一项有长远意义的工作。

群落的相似性是测定不同生境样本或群落之间的相似程度，因而是一个与多样性完全不同的概念。通过相似性测定，可以为划分群落和群落之间的接近程度提供较可靠的依据。

我们采用 Mountford 相似性指数公式：

$$I = \frac{2j}{2ab - (a+b)j}$$

式中 I = 相似性指数，$a = A$ 生境种类数，

$b = B$ 生境种类数，$j = A$、B 生境相同种类数。根据调查数据，计算结果如下(表 5)：

表 5　不同生境之间的相似性指数

	草甸	沼泽化草甸	山顶草甸	山坡草甸	下乌兰禾本科农田	下乌兰其它作物农田	四牙合禾本科农田	四牙合其它作物农田
灌丛草甸	0.009054	0.007368	0.007962	0.007104	0.006280	0.008921	0.006543	0.008432
草甸		0.008036	0.009043	0.008870	0.005718	0.009337	0.004869	0.004293
沼泽化草甸			0.007257	0.008817	0.005793	0.006845	0.005275	0.008511
山顶草甸				0.009424	0.007749	0.009639	0.011696	0.009770
山坡草甸					0.007042	0.008837	0.007255	0.006567
下乌兰禾本科农田						**0.038409**	0.024581	0.025316
下乌兰其它作物农田							0.028653	0.025045
四牙合禾本科农田								0.020690
四牙合其它作物农田								

表中数据最大值为 0.038409，表明下乌兰禾本科农田与下乌兰其它作物农田相似性最高，可合为下乌兰农田群落，再按公式

$$I(A_1A_2\cdots A_m:B_1B_2\cdots B_n) = \frac{1}{mn}\sum_{i=1}^{m}\sum_{j=1}^{n} I(A_iB_j)$$

最后计算得到各次相似性指数最高值，乘以 1000，再绘制图式如右(图 10)。

由图 10 可见，所有农田地区联合为一个次级群落是比较可靠的，其中下乌兰农田可作为一个单独的类群或群落；草甸与灌丛草甸，沼泽化草甸与山坡草甸之间，虽然相似性指数值都较低，但相比之下仍较接近，前者实际上是除山地以外的大部分平滩，后者则涉及许多较潮湿的山麓。山顶草甸似乎与农田相连，但它与农田的相似性指数不及农田之间相似性值的一半

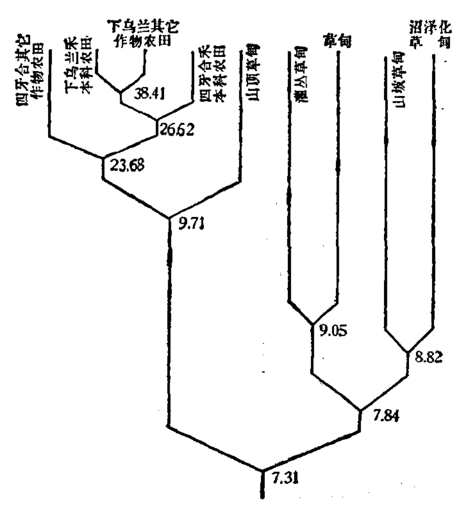


图 10　草甸昆虫群落相似性等级图

甚至四分之一，从整个生物学成分考虑也难于认为它们有多少相似程度。总的看来，农田各生境之间的相似性指数都远远大于草甸各生境之间的相似性指数，再次说明草甸经人类改造为农田后趋于单调一致的状况。

（五）生境特征与昆虫群落结构的关系

前已述及，不同的生境类型是群落组成的根据，而在影响昆虫群落的诸生境因素中，最主要的是植被、地形和海拔高度。为了比较形象地说明这些关系，现根据野外调查和室内计算的有关数据，绘成图 11。从图中可以看出，昆虫的种类组成及其多样性指数值随生境而异，一定环境条件下昆虫与植物协同演化的结果，形成了当今种种生物群落外貌。

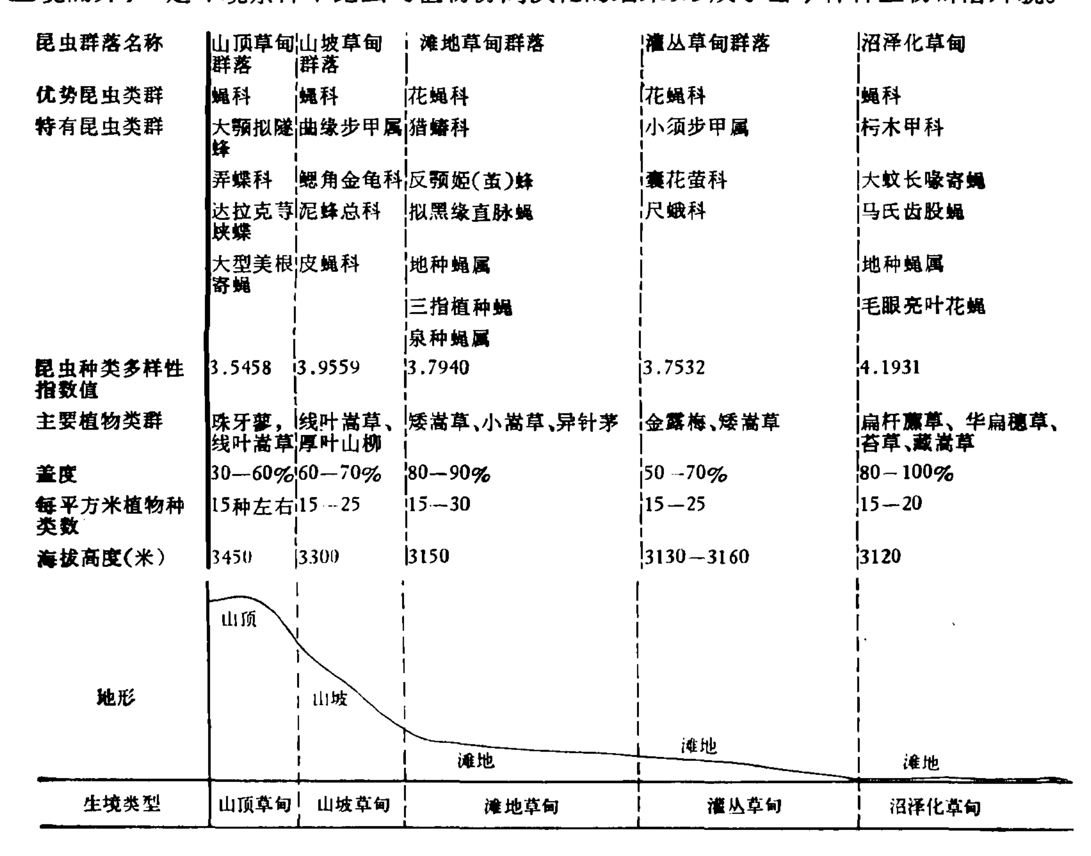


图 11 草甸生境特征及昆虫群落主要部分示意图

大颚拟隧蜂	Halictoides mandibularis	拉达克荨蛱蝶	Aglais ladakensis
反颚茧蜂	Alysiinae	拟黑缘直脉蝇	Polietes nigrolimboides
地种蝇属	Delia sp.	三指植种蝇	leucophora sp.
泉种蝇属	Pegohylemyia sp.	大蚊长喙寄蝇	Siphona gemiculata
马氏齿股蝇	Hydrotaea mai	毛眼亮叶花蝇	Paraprosalpia sp.
珠牙蓼	Polygonum viviparum	线叶嵩草	Kobresia sp.
矮嵩草	Kobresia humilis	小嵩草	Kobresia pygmeae
异针茅	Stipa aliena	厚叶山柳	Salix sp.
扁杆藨草	Scirpus planiculmis	华扁穗草	Blysmus sincompressus
苔草	Carex sp.		

（六）讨论

近年来，有关群落多样性的研究和议论很多（Whittaker 1965, Hurlbert 1971, Price

1975, Mühlenberg 1977, Teraguchi 1977, Harvey 1977, Routledge 1977 等)，虽然多数人认为多样性和稳定性是一致的，但意见不尽相同。我们认为，较高的多样性通常具有较高的稳定性，但群落的稳定性并不完全等同于多样性，它尚受种群在群落中的重要性等其它因素所影响。自然界包含无数变量，世界上的一切事物都逃避不了历史的和现实的多种因素的制约。

任何生物的存在都不是孤立的，种类的进化总是与群落和生态系统的进化相平行，种类的行为在很大程度上只是对生活在同一生境的其它种类行为的适应。因此，以群落作为一个实体，不只是研究需要，而且是客观存在。应该努力加强这方面的工作，把我国的昆虫生态学和经济昆虫学提高到生态系统的水平，这对于我国未来的农业和牧业现代化，是非常重要的。

参　考　文　献

吴亚、金翠霞　1978　荒漠开垦与昆虫群落演替　昆虫学报 21 (4): 375—88。

吴亚、金翠霞，　草甸土壤昆虫群落结构及其动态　中国昆虫学会　1978 年　广州学术讨论会论文。

Harvey J. G.　1977　Mathematics madeling of biological systems. New York.

Hurlbert S. H.　1971　The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4): 577—86.

Mühlenberg, M. et al.　1977　Island ecology of arthropods I. Diversity, niches, and resouces on some Seychelles islands, *Oecologia* 29(2): 117—34. II. Niches and relative abundances of Seychelles ants (Formicidae) in differents habitats. *Oecologia* 29(2): 135—44.

Pielou, E. C.　1975　Ecological diversity, New York.

Price, P. W.　1975　Insect Ecology. New York.

Routledge, R. D.　1977　Whittaker's comments of diversity. *Ecology* 58(5): 1120—7.

Teraguchi, S. et al.　1977　Structure and development of insect communities in an Ohio old-field. *Environmental Entomology* 6(2): 247—57.

Whittaker, R. H.　1965　Dominance and diversity in land plant communities *Science* 147: 250—60.

MEADOW INSECT COMMUNITIES AND THEIR STRUCTURES OF SPACE AND TIME

WU YAR CHIN TSUI-SHIA
(*Northwestern Plateau Institute of Biology, Academia Sinica*)

This paper reports the results of some insect community structures in a special area. The altitude of this area is 3200 m, and above the tree-line. Insect fauna consists of 10 orders besides the orders of Arachnida. More than half genera and species and almost 80% of individual numbers belong to Dipera. Lygaeidae (Hemiptera) is a dominant group on the hill meadow. About half species belong to the phytophagy and 22% to the predators and parasites.

According to the flora and the habits of insects, the relationships between the time and the horizontal and vertical distribution of communities have been studied. It shows that the structure of space and time is the basic attribution of communities.

The species diversities of communities are determined by Shannon-Wiener diversity index. The diversity on the farmland is lower while the meadow is higher. It has demonstrated that the stability of farmland communities is the worst. The similarity degree between the communities, determined by Mountford similarity index, has shown that higher similarities have occured in the farmland communities and the poor similarities in the meadow communities. It can be concluded that farmland communities are simpler.